

Embryogénèse, organogénèse
et rôle des organes ventraux et neuraux
de *Pachylus quinamavidensis* Muñoz
(Arachnides, Opilions, Gonyleptidae).
Comparaison avec les Annélides
et d'autres Arthropodes

par Arturo MUÑOZ-CUEVAS *

Résumé. — Étude de l'embryogénèse, de l'organogénèse et du rôle des organes ventraux et neuraux de *Pachylus quinamavidensis* (Opilion Gonyleptidae).

L'auteur a comparé ces organes de *P. quinamavidensis* avec les organes semblables chez les Arthropodes et Annélides Polychètes. Dans certains groupes d'Arthropodes (Pycnogonides, Solifuges et Opilions Gonyleptidae) les organes ventraux semblent être les seuls organes générateurs de ganglions nerveux.

Le nombre des organes ventraux chez *P. quinamavidensis* nous incite à voir en eux des formations segmentaires et à les rapprocher des neuromères qui participent à l'organogénèse du système nerveux.

L'hypothèse du rôle glandulaire des organes neuraux envisagée par les auteurs pour certains groupes (Onychophores, Pycnogonides, Solifuges, Crustacés) est écartée.

La persistance des organes neuraux jusqu'à l'âge adulte a été mise en évidence chez *P. quinamavidensis*.

Zusammenfassung. — Untersuchungen über Embryogenese, Organogenese und die Rolle der Ventral- und Neuralorgane bei *Pachylus quinamavidensis* (Weberknechte, Gonyleptidae).

Der Autor hat diese Organe bei *P. quinamavidensis* mit ähnlichen Organen bei Arthropoden und polychaeten Ringelwürmern verglichen. Bei einigen Arthropodengruppen (Pycnogonida, Solifugae, Opiliones Gonyleptidae) scheinen die Ventralorgane die einzigen Organe zu sein, die Nervenganglien entstehen lassen.

Die Zahl der Ventralorgane bei *P. quinamavidensis* legt es nahe, in ihnen Segmentbildungen zu sehen und sie mit den an der Organogenese teilnehmenden Neuromeren in Verbindung zu bringen.

Die in der Literatur aufgestellte Hypothese einer Drüsenfunktion der Neuralorgane bei bestimmten Gruppen (Onychophora, Pycnogonida, Solifugae, Crustacea) wird widerlegt. Bei *P. quinamavidensis* wird das Fortbestehen der Neuralorgane bis zum vollausgewachsenen Stadium nachgewiesen.

* Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

SOMMAIRE

Introduction.	1518
Matériel et méthodes.	1518
I. Embryogenèse.	1519
A. — Organes ventraux.	1519
B. — Étude comparative de l'embryogenèse avec les Annélides et d'autres Arthropodes	1522
II. Période postembryonnaire.	1526
A. — Organes neuraux chez la larve et les nymphes.	1526
B. — Étude au cours du cycle d'intermue.	1526
C. — Étude comparative du rôle sécréteur avec les Onychophores, Pycnogonides et Solifuges.	1527
III. Présence d'organes neuraux chez l'adulte.	1528
Conclusions.	1531

INTRODUCTION

L'embryogenèse des Arthropodes nous montre trois modèles fondamentaux en ce qui concerne le développement du système nerveux : le premier dérive du modèle annélidien chez qui des cordons neuraux donneront naissance aux ganglions ; ce type est réalisé chez les Insectes. Le deuxième modèle se développe uniquement à partir des organes ventraux ; c'est le cas des Pycnogonides. Quant au troisième, qui correspond à un type mixte dans lequel prédomine l'un ou l'autre des deux modèles précédents, il se trouve chez la plupart des Arachnides et des Myriapodes.

Le terme d'organes neuraux que nous employons ici s'applique aux formations dérivant des organes ventraux, aussi bien chez les individus jeunes que chez les adultes.

Nous nous proposons d'étudier chez un Opilion Gonyleptidae l'embryogenèse des organes ventraux, leur organogenèse et leur rôle au cours des périodes nymphale et adulte.

A cette occasion nous essaierons de synthétiser les connaissances acquises sur les organes ventraux et neuraux des autres groupes d'Arthropodes et des Annélides, afin de tirer des conclusions générales quant à la signification de ces organes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un élevage de *Pachylus quinamavidensis*, effectué au laboratoire souterrain de Moulis (CNRS), a servi de base à cette étude. Dans ce même laboratoire, nous avons pu accéder à la collection histologique d'Opilions appartenant à M. C. JUBERTHIE, ce qui nous a permis de consulter notamment les préparations concernant deux espèces : *Ischyropsalis luteipes* et *Odiellus gallicus*. Au laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, nous avons étudié la collection histologique de Solifuges ayant servi de base à la thèse de C. JUNQUA, « Recherches biologiques et histophysiologiques sur un Solifuge saharien » (1966).

Au cours du développement embryonnaire de *Pachylus quinamavidensis*, nous avons fixé des œufs à tous les stades du développement selon la table établie pour *P. quinamavidensis* (Muñoz, 1969). Nous avons employé les liquides de Halmi et de Bouin-Duboscq comme fixateurs histologiques et nous avons procédé à l'inclusion selon la méthode d'Andersen modifiée. Nous avons adopté la technique de coloration de Herlant-Meewis au bleu alcian-hemalun-phloxine après oxydation permanganique acide. Les larves et nymphes ont été fixées *in toto* au liquide de Halmi. Le cerveau et la masse nerveuse sous-œsophagienne ont été disséqués et fixés dans le même liquide. Les coupes sériées ont été débitées à $5\ \mu$ d'épaisseur.

1. EMBRYOGENÈSE

A. — ORGANES VENTRAUX (Fig. 1 à 7 ; pl. I, 1 à 4)

La quatrième phase du développement embryonnaire chez *Pachylus* correspond à l'inversion de l'embryon ; elle se déroule entre les 13^e et 21^e jours à 20° C. Au cours de cette phase, on observe : la formation des replis oculaires, le rapprochement des chélicères vers la ligne médio-antérieure, la formation de l'orifice buccal, des griffes et des phanères, la croissance des appendices et un début de pigmentation de l'embryon.

A partir du 17^e jour du développement (stade IV, 4), nous avons suivi sur des coupes sériées la différenciation de la zone sagittale ventrale de l'ectoderme de l'embryon, et derrière le repli oculaire la formation de plusieurs paires d'invaginations ectodermiques.

Le premier signe annonciateur de l'apparition de chaque invagination est une prolifération cellulaire ; cette prolifération s'accompagne bientôt d'une invagination du feuillet ectodermique, d'abord légère, s'enfonçant ensuite peu à peu. La prolifération cellulaire forme autour de cette invagination une sorte de couronne cellulaire radiaire.

Puis chaque invagination développe à sa partie distale une vésicule constituée d'amas cellulaires et qui se détache complètement de l'ectoderme. Cette vésicule est d'abord piriforme, assez allongée et, au fur et à mesure qu'elle s'éloigne de l'ectoderme, elle devient de plus en plus sphérique.

L'ectoderme ventral, une fois l'organe ventral libéré, se referme aussitôt.

L'étude cytologique de cet organe nous montre qu'il est formé de deux à quatre assises cellulaires ; les cellules ont un aspect épithélial ; leur noyau, de forme arrondie, pourvu d'un ou deux nucléoles, mesure entre $5,5$ et $8,5\ \mu$ et présente une chromatine dense. Le cytoplasme, d'aspect radié, se colore faiblement en présence de bleu alcian. Nous retrouvons d'abondantes figures mitotiques dans la couronne cellulaire qui entoure la cavité ; celle-ci montre depuis les premières ébauches invaginées une substance qui occupe une partie de la cavité centrale et qui se colore fortement en présence de bleu alcian après oxydation permanganique.

Cette description correspond à la différenciation d'un organe ventral cérébral. Nous avons observé chez *Pachylus* la différenciation de six organes ventraux cérébraux qui tous suivaient le même modèle de différenciation.

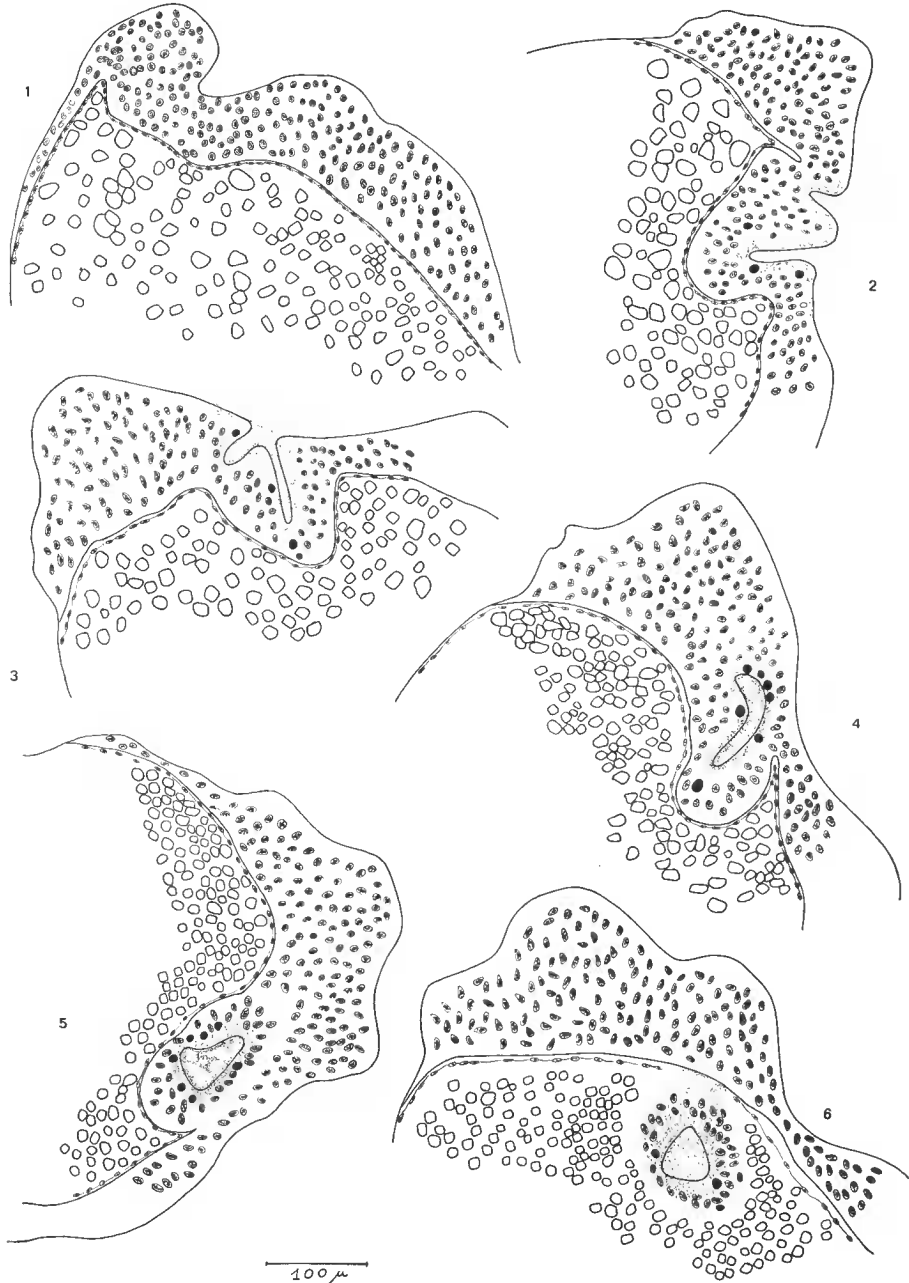


FIG. 1 à 6. — Différenciation et dégagement de l'ectoderme des organes neuraux chez l'embryon de *Pachylus quinamavidensis* (stade IV, 5).

Différenciation ganglionnaire (fig. 8 ; pl. I, 5)

Le processus neuroblastique débute quelques heures après la différenciation des organes ventraux. Il est reconnaissable par la grande activité mitotique des organes ventraux qui produisent dorsalement une véritable écorce ganglionnaire. En effet, il faut faire une distinction nette entre l'organe générateur de neuroblastes, qui est toujours ventral, et la zone dorsale ou ganglionnaire proprement dite. Cette dernière zone ne montre aucune activité mitotique. A mesure que les ganglions s'édifient, les organes ventraux s'entourent de cellules ganglionnaires, processus concomitant avec la condensation des ganglions. Ainsi, 24 à 48 h après le début de la différenciation, nous pouvons déjà observer les centres générateurs entourés et profondément enfoncés dans l'écorce ganglionnaire.

Différenciation de la chaîne ventrale (fig. 8)

La différenciation de la chaîne nerveuse ventrale se réalise aussi à partir des organes ventraux. En effet, nous observons comme dans le cerveau, mais avec un certain décalage dans le temps, la libération d'un certain nombre de petits organes ventraux pairs d'origine ectodermique. A partir du 18^e jour du développement à 20°C (stade IV, 5), nous pouvons suivre la différenciation des ganglions de la chaîne ventrale. Les organes ventraux de la chaîne sont bien plus petits que ceux du cerveau, ils sont formés par une couche cellulaire radiaire autour d'une petite cavité, cavité parfois virtuelle. Il est facile d'identifier les cinq premiers organes ventraux de la chaîne qui donnent naissance aux ganglions des pédipalpes et des pattes ambulatoires. En suivant la chaîne ventrale vers l'opisthosome, nous observons une réduction graduelle de la taille des organes ventraux ; vers l'extrémité postérieure, ils sont difficilement décelables.

Après la différenciation des organes ventraux des appendices, nous avons observé quatre petites paires d'organes ventraux postérieurs, plus petits que ceux des appendices. Ici, la cavité centrale est virtuelle et n'est entourée que d'une seule assise cellulaire. Au même niveau de la chaîne ventrale, nous trouvons une paire de grands organes ventraux. Ces organes sont beaucoup plus développés que dans le cerveau ; leur forme est sphérique. Les cellules sont disposées en trois ou quatre assises ménageant des espaces intercellulaires d'importance variable. L'aspect radié du cytoplasme est plus marqué. Quelques figures mitotiques se retrouvent dans les couches cellulaires proches de la cavité. Celle-ci mesure entre 17 et 18 μ d'épaisseur ; la substance colorable au bleu alcian l'emplit à moitié, laissant au bord du cytoplasme quelques vacuoles vides.

Nous retrouvons donc au cours de la formation de la chaîne ventrale de *Pachylus* la différenciation de 10 paires d'organes ventraux : 5 paires donneront naissance aux ganglions des pédipalpes et pattes ambulatoires ; 4 paires, abdominales, sont assez petites et d'observation difficile ; une grande paire volumineuse correspond probablement à des organes ventraux des derniers segments qui, restant coalescents, donnent un organe unique, énorme et multiple.

D'après ces observations il y aurait une métamérisation partielle de la chaîne nerveuse avec une différenciation partielle des derniers organes.

B. — ÉTUDE COMPARATIVE DE L'EMBRYOGENÈSE
AVEC LES ANNÉLIDES ET D'AUTRES ARTHROPODES

Annélides

Chez les Polychètes, B. AKESSON (1961, 1962) a mis en évidence, au deuxième jour du développement embryonnaire, des invaginations ectodermiques dans l'épispère de la trocophore, qu'il a décrites sous le nom d'« invaginations cérébrales ». Ces invaginations se transforment rapidement en vésicules dont la cavité est remplie d'une substance d'origine cuticulaire. Les cellules périphériques à cette cavité prennent un aspect radié. AKESSON considère ces formations comme les centres générateurs de cellules ganglionnaires.

Onychophores

D'après les travaux de KENNEL (1888) et PFLUGFELDER (1948), nous savons que la différenciation de ganglions du système nerveux des Péripates s'effectue à partir des organes ventraux. Selon PFLUGFELDER (1948), l'ectoderme différencie une double bandelette longitudinale qui se métamérise en des points bien précis, constituant, par épaissement, des organes ventraux pleins dont les cellules élaborent les ganglions par prolifération active. Les ganglions, lors d'une migration profonde, se détachent des organes ventraux qui régressent puis disparaissent complètement. La deuxième paire d'organes ventraux se transforme en vésicules profondes qui, par un processus de croissance allométrique, deviennent secondairement extracérébrales (organes infra-cérébraux).

Pycnogonides

T. MORGAN (1891) a été le premier à déterminer la différenciation des ganglions à partir des organes ventraux. Ceux-ci sont formés par une invagination de l'ectoderme ventral, invagination qui se ferme et prend la forme d'une cavité entourée d'une couronne cellulaire radiaire dont les cellules ont une grande activité mitotique. Les figures classiques des travaux de MORGAN (1891) et DOGIEL (1913) nous montrent ces organes au moment de la différenciation des ganglions. Selon MORGAN (1891), à chaque paire de ganglions correspond une paire d'organes ventraux.

Myriapodes

HEYMONS (1901), dans son travail sur le développement de la Scolopendre, étudie la formation des ganglions. Ces ganglions proviennent d'une ébauche ectodermique paire qui donne en des points bien précis des « fossettes ganglionnaires », équivalentes aux organes ventraux de Péripates et Pycnogonides. Ces fossettes ganglionnaires paires sont formées par migration en profondeur de cellules ectodermiques. Chaque migration reste limitée à une région déterminée. De semblables migrations s'observent sur tous les segments du corps. La suite du développement est caractérisée par un fort accroissement de la taille des fossettes. Libérée de l'ectoderme, chaque fossette subit une petite rotation, son ouver-

ture jusque-là ventrale devient latérale. Des divisions cellulaires font augmenter la masse de la partie médiale du ganglion. Selon HEYMONS, la destinée de ces fossettes ganglionnaires, qui jouent un grand rôle dans la formation des ganglions, est importante à connaître. Même après la fusion des ganglions en une masse impaire, on retrouve encore, de chaque côté de cette masse, des fossettes très nettes. Au début, ces fossettes présentent une cavité réelle et se trouvent sur la partie ventrale du ganglion. Plus tard, cependant, les fossettes finissent par être entourées de toutes parts par les cellules ganglionnaires et elles forment de petites vésicules encloses dans la masse du ganglion. Puis la lumière de la vésicule se déprime de plus en plus, disparaît, et on ne voit plus à l'emplacement de ces saccules qu'un amas de petites cellules.

Chez les Symphyles, O. TIEGS (1940) étudie la formation d'organes ventraux et la naissance des ganglions nerveux. Dans ce groupe de Myriapodes, les organes ventraux ressemblent fondamentalement à ceux de Péripates. En effet ils sont formés par un épaississement du feuillet ectodermique ventral qui prend la forme d'un petit croissant et qui ne se dégage jamais de l'ectoderme. Ces organes sont pairs et segmentaires. La multiplication active de la couche cellulaire profonde donne naissance aux neuroblastes.

Chez les Diplopedes, O. PFLUGFELDER (1932) et W. DOHLE (1964) ont étudié les processus de différenciation des organes ventraux et des ganglions. Ainsi pour PFLUGFELDER les ébauches paires du protocérébron et du deutocérébron se différencient à partir de deux paires d'invaginations ectodermiques. Ces invaginations sont d'abord assez faibles mais s'approfondissent considérablement au cours du développement ultérieur de l'embryon. Elles apparaissent de la façon la plus nette au début du premier stade du développement embryonnaire. Par suite de la forte prolifération cellulaire et du détachement du ganglion, les invaginations, ouvertes jusqu'à ce moment, se ferment et forment de véritables cavités entourées d'une couronne cellulaire.

PFLUGFELDER admet que le rôle de ces formations est bien le même lors du développement embryonnaire que lors de l'anamorphose, mais qu'elles diffèrent profondément par leur structure. En effet, les invaginations ectodermiques apparaissant lors de l'anamorphose, la zone claire qui les entoure est particulièrement visible. Elle est constituée de cellules à noyaux très petits et caractérisées par de nombreuses vacuoles de taille très variable, ce qui confère à cette zone son caractère spongieux particulier. La limite entre cette zone claire et les cellules ganglionnaires apparaît très nettement. L'assise cellulaire interne représente la partie nerveuse alors que la couche superficielle forme l'assise épithéliale. Cette dernière dégénère chez les Diplopedes. En ce qui concerne les invaginations ectodermiques chez l'embryon, on ne peut pas constater une séparation aussi nette.

Arachnides

Pseudoscorpions. — Les travaux embryologiques de J. BARROIS (1896) et de P. WEYGOLDT (1964) nous permettent de comprendre les processus de différenciation du système nerveux et de suivre pas à pas la formation des ganglions. BARROIS a décrit le développement du système nerveux central de *Geogarypus*. Il remarqua d'abord la présence d'une vésicule cérébrale qui plus tard se divise pour donner le ganglion chélicérien et le protocérébron. Puis apparaissent les ébauches des paires de ganglions des pédipalpes et des pattes ambu-

latoires, issues de replis ectodermiques et, plus tard, les ébauches de dix paires de ganglions opisthosomiens.

D'après WEYGOLDT (1964), la paire de ganglions du prosoma, attenante au ganglion sous-œsophagien, apparaît pendant ou après la seconde phase de succion et se développe d'avant en arrière. Les ébauches ganglionnaires se forment tout d'abord à la suite de multiplications cellulaires donnant naissance à des cordons cellulaires qui traversent les segments et montrent de légers épaissements segmentaires. Ces cordons cellulaires s'invaginent sur toute leur longueur, puis les bords des invaginations se rejoignent, coupant ainsi l'invagination de l'extérieur. Ainsi se constitue une double cavité tubulaire qui montre des épaissements métamériques nets. Les invaginations des ébauches du système nerveux commencent à l'avant et progressent lentement vers l'arrière. Néanmoins, ces cavités n'atteignent jamais le quatrième segment des pattes ambulatoires.

Les ébauches ganglionnaires de l'opisthosome n'ont jamais de cavités communiquant entre elles. Elles se composent d'invaginations segmentaires isolées qui sont nettement séparées les unes des autres. WEYGOLDT a dénombré onze paires de ganglions opisthosomiens ; le dernier, très petit, ne montre aucune invagination précise et très vite il perd son caractère de ganglion isolé. Dans le douzième segment il n'y a pas de ganglion.

Amblypyges. — Chez les Phrynes, S. PEREYASLAWZEWA (1901) étudie la différenciation histologique du système nerveux et nous montre un fait particulier à ce groupe d'Arachnides. Ce trait consiste en ce que l'ectoderme des bourrelets primitifs, au lieu de se diviser en deux couches, l'une superficielle ou dermatogène et l'autre profonde ou gangliogène, prend part entièrement à la différenciation histologique du système nerveux céphalique ainsi que ventral. La couche périphérique des bourrelets nerveux donne de nombreuses invaginations qui s'enfoncent dans l'épaisseur des bourrelets. Ainsi, les cellules périphériques du bourrelet, qui chez d'autres Arthropodes représentent l'ectoderme, sont des cellules nerveuses chez les Phrynes, et les bourrelets nerveux durant tout le développement embryonnaire restent à nu, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas recouverts par la couche ectodermique. Donc, ni le recouvrement des bourrelets, ni leur détachement de cette couverture ectodermique n'ont lieu chez les Phrynes.

Aranéides. — Chez les Araignées tétrapneumones, L. et W. SCHIMKEWITSCH (1911) et M. YOSHIKURA (1954) signalent l'apparition de cordons nerveux qui ne prennent part à la formation de la chaîne nerveuse que par des invaginations métamériques réparties le long de leur trajet.

Scorpions. — A. BRAUER (1895) signale particulièrement l'importance des invaginations métamériques dans la genèse du système nerveux.

Solifuges. — A. KÄSTNER (1952) et C. JUNQUA (1966) ont étudié le développement embryonnaire du système nerveux. Pour ce dernier auteur, lors de la formation de la chaîne ventrale, la première esquisse n'est nullement continue, mais consiste au contraire en une succession d'ébauches parfaitement distinctes les unes des autres.

« Ces ébauches, manifestement métamériques, sont paires et correspondent aux futurs neuro-mères. Elles apparaissent sous forme d'invaginations sacciformes. En des points privilégiés et faisant suite à l'ectoderme ventral, dans la région axiale du corps, se développe une activité mitotique centrée sur ces points, qui aboutit à la formation d'un disque pluristratifié. Par suite d'une croissance différentielle du centre du disque, son bord se recourbe et se resserre. Se réalise ainsi une série de bourses dont le fond est plus épais que les bords et qui, au niveau de l'orifice, restent en continuité avec un ectoderme demeuré unistratifié et banal même dans les espaces interganglionnaires.

Mais à ce stade, cette continuité est bientôt rompue et les vésicules s'isolent l'une après l'autre, la plus antérieure d'abord. Ainsi l'ébauche de chaque ganglion offre successivement l'aspect d'un disque, d'un croissant, d'un follicule. Cette structure radiaire persiste jusqu'à ce que le ganglion soit pratiquement édifié » (p. 17).

Dans l'embryogenèse du cerveau, JUNQUA (1966) reconnaît deux vésicules semi-lunaires qui se constituent à partir de profonds replis de l'ectoderme et qui, par fusion, donneront le ganglion occipital. Les autres ganglions cérébraux (pariétal, optique, préchélécérien et chélécérien) prendraient naissance de la même façon que les neuromères de la chaîne ventrale, à partir d'une invagination de l'ectoderme.

Crustacés

Récemment, F. BAZIN (1971) a étudié le développement embryonnaire des organes deutocérébraux d'un Décapode Reptantia, *Astacus leptodactylus*. Chez l'embryon possédant l'ébauche de la troisième paire de péréiopodes, cet auteur a pu repérer sur la face ventrale, un groupe de cellules volumineuses près du bord postérieur de l'insertion de chaque ébauche antennulaire. Chaque groupe, en continuité avec l'ectoderme, est constitué de six à huit grosses cellules de forme plus ou moins allongée. Les cellules de grande taille sont encore caractérisées par leur cytoplasme d'aspect granuleux et leur noyau arrondi; plusieurs d'entre elles montrent des figures de division. Ces divisions se font tangentiellement à l'ectoderme et à ce stade les cellules-filles vont rejoindre les neurones embryonnaires déjà en place. Chacun des groupes cellulaires décrits représente une paire de groupes de neuroblastes nettement délimités au stade métanauplius. BAZIN a étudié l'évolution de ces groupes cellulaires et pendant la 5^e étape, qui correspond au moment de l'éclosion de l'embryon, et où le cerveau tend à se décoller de l'hypoderme, ces formations, solidaires à la fois du cerveau et de l'hypoderme, se trouvent de ce fait étirées. L'ensemble d'un « organe » prend l'aspect d'un faisceau de cellules limitant une cavité très allongée, ouverte à son pôle externe au contact de la cuticule. Cette cavité contient un fin cordon de substance qui se raccorde à la cuticule. Cette substance, colorable par la fuchsine paraldéhyde après oxydation, doit être élaborée peu de temps avant l'éclosion de l'embryon.

Chaque organe est bordé intérieurement par quelques cellules à aspect de neuroblastes; il est relié aux neurones olfactifs les plus proches des neuropiles par plusieurs files de cellules dont la morphologie établit une transition entre les neurones et les cellules bordant l'organe. Huit jours après l'éclosion, les deux organes sont inclus dans le cerveau et chacun est creusé d'une cavité grossièrement sphérique et vide de toute substance.

De cette étude sur l'embryogenèse des organes ventraux chez plusieurs groupes d'Arthropodes et chez les Annélides Polychètes, nous pouvons retenir certains faits d'une valeur générale pour l'ensemble des groupes étudiés et en remarquer d'autres d'une valeur plus restreinte, propres à un seul groupe ou à quelques groupes affines.

D'abord, le caractère commun à l'ensemble des groupes étudiés réside dans la présence, aux premiers stades de l'embryogenèse du système nerveux, d'organes métamériques d'origine ectodermique qui participent à la genèse des ganglions.

La morphologie de ces organes, leur nombre et leur rôle dans la différenciation des ganglions varie d'un groupe à l'autre. Ainsi nous distinguons plusieurs types morphologiques d'organes ventraux :

— un simple épaississement de l'ectoderme ventral de l'embryon chez les Onychophores et les Symphyles ;

— des organes sphériques ou sub-sphériques de forme folliculaire et dégagés de l'ectoderme chez les Pycnogonides, Chilopodes, Diplopodes, Pseudoscorpions, Aranéides, Scorpions, Solifuges, Opilions, Crustacés et Annélides ;

— des simples replis ectodermiques non dégagés de l'ectoderme et ouverts vers l'extérieur chez les Phrynes.

II. PÉRIODE POST-EMBRYONNAIRE

(Fig. 44 ; pl. I, 6)

A. — ORGANES NEURAX

CHEZ LA LARVE ET LES NYMPHES

Chez les individus jeunes, nous avons retrouvé ces organes au nombre constant de 12, soit 6 dans chaque hémisphère cérébral ; en outre, il en existe 2 dans la masse nerveuse sous-œsophagienne. Ceux du cerveau sont localisés symétriquement dans la région latérale et dorso-médiane des globuli, près du neurilemme. Leur morphologie rappelle exactement celle des organes ventraux de l'embryon. Aussi bien dans le cerveau que dans la masse nerveuse sous-œsophagienne, d'abondantes figures mitotiques peuvent être observées ; la cavité centrale atteint $10\ \mu$ dans le cerveau et $38\ \mu$ dans la masse nerveuse ; le cytoplasme cellulaire est intensément coloré et la substance centrale remplit rarement la cavité complètement.

B. — ÉTUDE AU COURS DU CYCLE D'INTERMUE

Plusieurs auteurs ont prétendu voir dans les organes neurax des organes de sécrétion ou des glandes de mue.

Nous avons orienté nos recherches afin de savoir si, au cours du cycle d'intermue de *Pachylus*, la fonction de sécrétion pouvait être mise en évidence tant dans les organes du cerveau que dans ceux de la masse nerveuse sous-œsophagienne.

Le cerveau (fig. 8 ; pl. II)

Dans les organes du cerveau, nous n'avons pas décelé de substance autre que la substance propre des organes neurax, qui chez les nymphes prend les formes diverses de grains, filaments, plaques, lamelles, d'une densité toujours variable. Cette substance centrale déjà présente au moment de l'invagination de l'organe à partir de l'ectoderme ventral de l'embryon prend les colorants de la neurosécrétion après oxydation permanganique.

La taille des organes au cours du cycle varie légèrement mais ne permet pas d'assimiler cette variation à un rétrécissement ou à une expansion de l'organe. Dans certains organes, nous avons observé des vacuoles incluses dans la substance centrale. Des figures mitotiques sont toujours présentes dans les organes neurax du cerveau pendant tout le

cycle d'intermue. Nous n'avons jamais observé ni ouverture de l'organe, ni écoulement de substance autour de lui ou sous le neurilemme.

La masse nerveuse sous-œsophagienne (pl. II, 7, 11 et 12)

La variation de taille des organes neuraux au cours du cycle d'intermue est pratiquement inexistante. Ces organes, qui sont trois fois plus grands que ceux du cerveau, présentent d'abondantes figures mitotiques distribuées dans toutes les assises cellulaires et pendant toute la période du cycle. La quantité de substance centrale est variable mais nous n'en avons jamais décelé d'autre que celle propre à l'organe. Aucune ouverture ni voie d'écoulement de substance n'ont été relevés.

C. — ÉTUDE COMPARATIVE DU RÔLE SÉCRÉTEUR AVEC LES ONYCHOPHORES, PYCNOGONIDES ET SOLIFUGES

Onychophores

Après la mise en évidence par BALFOUR (1883) et DAKIN (1922) d'un corps réfringent en forme de bulbe d'oignon situé dans la cavité centrale de l'organe infracérébral, certains auteurs ont été conduits à supposer que cet organe avait un rôle glandulaire. Ainsi, L. CUÉNOT (1949) nous signale un organe où la cavité vide est directement en communication avec l'extérieur par un canalicule apical et il émet l'hypothèse d'un rôle endocrinien.

O. PFLUGFELDER (1948) fait un rapprochement entre les organes infracérébraux et les *corpora allata* de certains insectes. Il pense que l'organe infracérébral pourrait jouer un rôle d'une importance semblable.

S. SANCHEZ (1959), utilisant les techniques de coloration des produits de neurosécrétion, explique l'origine du produit central de l'organe infracérébral de *Peripatus moseleyi*. Pour cet auteur, « le centre de la cavité serait occupé par une sécrétion dense, de nature double puisque l'hématoxyline de Gomori met en évidence des traînées bleu-noirâtre agglomérant des plaquettes colorées par la phloxine. Cette substance phloxinophile semble provenir de la glande elle-même, tandis que les traînées noirâtres proviennent très probablement des cellules neurosécrétrices des centres nerveux. Ces deux substances sont à l'origine de la formation du corps réfringent de Balfour ».

Postérieurement, M. GABE (1967), travaillant sur cinq espèces d'Onychophores, *Peripatopsis capensis*, *P. sedgwicki*, *P. moseleyi*, *Opisthopatus blainvillei* et *Ooperipatus insignes*, démontre l'absence de connexion directe entre les péricaryons neurosécréteurs et les vésicules infracérébrales. Étudiant la lumière des vésicules infracérébrales et le corps réfringent de Balfour, il remarque que ce dernier est coloré en partie par la fuchsine-paral-déhyde et l'hématoxyline chromique. « Mais cette communauté d'affinité tinctoriale n'est évidemment pas un argument en faveur de l'origine dans les péricaryons neurosécréteurs du produit qui remplit la lumière des organes infracérébraux. En réalité, la colloïde accumulée dans la lumière de l'organe infracérébral ne représente probablement pas un produit de neurosécrétion » (p. 222).

Pycnogonides

S. SANCHEZ (1959) étudie les organes ventraux de plusieurs espèces de Pycnogonides. Elle retrouve ces organes accolés à la face ventrale des ganglions de la chaîne nerveuse,

soit extérieurement à la partie inférieure du ganglion, soit logés à l'intérieur, sous le neurilemme, et elle interprète ces organes comme « glandes neuro-sécrétrices ». « Seuls les stades larvaires montrent des formations ayant une structure de glande ; chez l'adulte, les cellules neuro-sécrétrices se disperseraient dans le ganglion » (p. 66). En ce qui concerne l'origine embryonnaire de ces cellules, S. SANCHEZ pense qu'elles sont issues de cellules mésodermiques. « Les modifications subies par ces glandes et les variations dans l'activité sécrétoire en phase d'intermue tendent à montrer que leur fonction est au moins en partie liée au phénomène de la mue » (p. 70).

Solifuges

C. JUNQUA (1966) établit pour les « glandes neurales » un cycle de sécrétion au cours de l'intermue d'*Othoes saharæ*. Ces glandes neurales dérivent des invaginations ectodermiques originaires des ganglions préhélicériens et optiques qui, selon cet auteur, acquièrent postérieurement une fonction sécrétrice. L'activité sécrétrice est très localisée dans le temps ; on ne peut la surprendre que pendant trois ou quatre jours au moment de l'adoption de la posture de mue.

L'étude analytique que nous venons de faire sur les Onychophores, Pycnogonides, Solifuges et Opilions permet de penser que les organes neuraux, par leur origine ectodermique, par leur rôle de générateurs de ganglions nerveux, et par leur évolution chez les larves et nymphes, ne peuvent être assimilés à des glandes de caractère endocrinien.

Ni les variations de taille et de structure de l'organe en général, ni la présence de mitoses, ni la coloration que peut prendre la substance centrale selon le colorant employé ne permettent de le penser.

Ces organes doivent être considérés, d'après leur origine, comme organes embryonnaires résiduels qui, chez certains groupes d'Arthropodes, persistent pendant l'organogenèse et jusqu'à la fin de la vie de l'animal.

La substance centrale, qui dès les premiers replis ectodermiques est décelable, serait élaborée par eux et continuerait à l'être pendant toute la durée de ces organes. Il faut chercher l'explication de ce phénomène dans l'embryogenèse des organes ventraux. Le repli ectodermique qui donne naissance à ces organes est, dans tous les cas étudiés, un repli total de l'ectoderme, tandis que chez les insectes ce n'est qu'un repli partiel possédant une assise cellulaire profonde de caractère gangliogène et une assise superficielle dermatogène. Cette différence fondamentale ressort nettement des travaux de WHEELER (1893).

Tout laisse à penser que les organes neuraux, après leur rôle de générateurs de ganglions, garderaient un caractère ectodermique embryonnaire et que la substance qui occupe la cavité centrale ne serait autre chose qu'une élaboration de type cuticulaire.

III. PRÉSENCE D'ORGANES NEURaux CHEZ L'ADULTE

La destinée des organes ventraux de l'embryon fut étudiée par HEYMONS (1901). D'après cet auteur, même après la fusion des ganglions, on retrouve encore de chaque côté

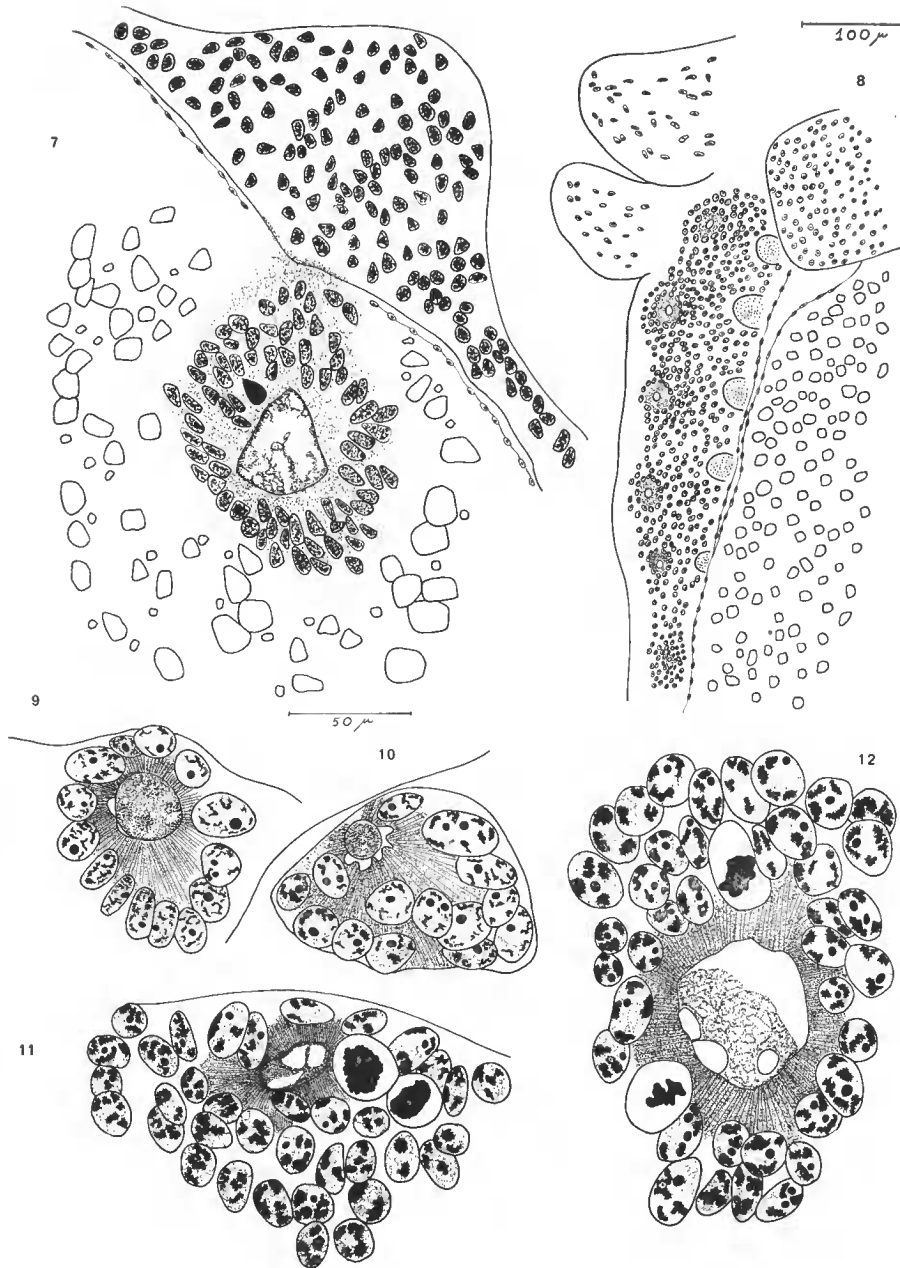


FIG. 7-12.

7. Détail du dégagement de l'ectoderme et de la migration d'un organe neural chez l'embryon de *Pachylus quinamavidensis*.

8. Schéma de la disposition de la partie antérieure de la chaîne nerveuse ventrale chez l'embryon de *Pachylus* au stade IV, 8. Les 5 premiers organes neurales correspondent aux ganglions des pattes-mâchoires et des pattes ambulatoires, le sixième, le plus postérieur, correspond au premier ganglion abdominal.

9 et 10. Organes neurales du cerveau de l'adulte $\times 865$.

11. Organe neural du cerveau chez la première nymphe $\times 865$.

12. Organe neural de la masse nerveuse sous-œsophagienne de l'adulte $\times 570$.

de cette masse des fossettes ganglionnaires très nettes. Au début, ces fossettes entouraient une cavité ouverte et se trouvaient à la partie ventrale du ganglion. Cependant, plus tard, les fossettes finissent par être entourées par les cellules ganglionnaires et elles forment de petites vésicules encloses dans la masse du ganglion. Puis la lumière de la vésicule se déprime de plus en plus, disparaît, et on ne voit plus à l'emplacement de ces saccules qu'un amas de petites cellules.

Néanmoins, chez certains groupes d'Arthropodes, les organes neuraux persistent pendant toute la vie de l'animal, gardant une morphologie qui rappelle exactement celle des organes de l'embryon.

Opilions : *Pachylus quinamavidensis* (fig. 9 et 10; pl. II 9).

Dans l'écorce cérébrale de l'adulte, nous avons mis en évidence 12 organes neuraux : 6 dans chaque hémisphère, localisés symétriquement, à proximité du neurilemme dans les globuli des *corpora pedunculata*, 3 organes en position latérale et 3 en position médio-dorsale. Leur forme est sphérique ou sub-sphérique ; ils sont constitués d'une à deux assises cellulaires délimitant une cavité centrale contenant un produit colorable par le bleu alcian après oxydation permanganique. Les cellules ont un aspect épithélial ; leur noyau de forme arrondie mesure entre 5,5 et 8,5 μ ; il présente une chromatine dense et un ou deux nucléoles. Le cytoplasme a un aspect radié orienté vers le centre de l'organe ; il se colore faiblement par le bleu alcian. La cavité centrale, mesurant 6,6 μ , est occupée par une substance dense, fortement colorée chez l'adulte.

Dans les organes du cerveau de l'adulte, nous n'avons jamais observé de figures mitotiques. Ces organes nous semblent fermés, nous n'avons trouvé ni pores, ni canalicules d'élimination du produit central.

Dans la masse nerveuse sous-œsophagienne, nous avons mis en évidence deux formations symétriques, situées dans la région postérieure de la masse à proximité du neurilemme (fig. 12 ; pl. II, 10). Ces organes sont beaucoup plus développés que dans le cerveau, leur forme est allongée et les cellules sont disposées en 3 ou 4 assises laissant des espaces variables entre les cellules. L'aspect radié du cytoplasme est assez marqué. Plusieurs figures mitotiques se retrouvent dans les couches cellulaires proches de la cavité. Celle-ci mesure entre 17 et 18 μ et se présente plus ou moins remplie de la substance colorable par le bleu alcian, laissant parfois au bord de la cavité quelques vacuoles vides.

C. JUBERTHIE (1964), au cours de ses recherches sur le système nerveux des Opilions, décrit des formations qui correspondent aux organes neuraux. Il trouve ces formations dans le cerveau et, chez certains groupes, dans la masse nerveuse sous-œsophagienne. Chez les Ischyropsalidae, ces formations au nombre de 8 sont localisées dans les globuli des *corpora pedunculata*. Chez *Trogulus nepaeformis*, 4 formations sont localisées dans chacun des globuli des *corpora pedunculata*. Chez *Scotolemon*, 3 formations sont mises en évidence dans les globuli et 2 dans la masse nerveuse. Enfin, chez *Sito rubens*, 2 formations se trouvent dans les globuli et 2 dans la masse nerveuse.

Myriapodes

Chez les Diplopodes, des organes neuraux ont été signalés par F. SAHLI (1966) chez les Iulidae, sous le nom d'ilots intra-cérébraux, et étudiés par L. JUBERTHIE-JUPEAU (1967)

chez plusieurs espèces de Glomeridia. Au nombre de 2, ils sont localisés dans le protocérebion ; la substance qui remplit leur cavité centrale prend ici la forme de feuillets et peut former une boule très volumineuse. Pour cet auteur, chaque feuillet de substance représente une couche de chitine émise lors de la mue.

Récemment, M. NGUYỄN-DUY (1971), dans un travail sur un Diplopode Penicillate Polyxenidae, a mis en évidence la présence d'une paire d'organes neuraux protocébraux chez l'adulte.

Chez les Symphyles, la destinée des organes ventraux serait différente ; d'après O. TIEGS (1940), ils donneraient naissance aux vésicules exsertiles.

Solifuges

C. JUNQUA (1957) admet la présence de quatre petits organes neuraux protocébraux chez un Solifuge adulte.

Onychophores

Nous devons mentionner chez l'adulte la présence des organes infracébraux. D'après PFLUGFELDER (1948), il y aurait 2 paires d'organes dérivées des 2^e et 3^e paires d'organes ventraux, persistant chez l'adulte. Les plus développés correspondraient à la 2^e paire. Ceux qui proviennent de la 3^e paire d'organes ventraux sont beaucoup plus petits et n'auraient plus de rapport avec le système nerveux.

Crustacés

F. BAZIN et N. DEMEUY (1968) et F. BAZIN (1969, 1970, 1971) ont mis en évidence la présence d'organes deutocébraux chez quelques espèces appartenant aux 24 genres représentant les trois sections de Crustacés Décapodes Reptantia. La morphologie de ces organes rappelle exactement celle des organes neuraux des autres Arthropodes étudiés.

CONCLUSIONS

De cette étude se dégagent les conclusions générales suivantes :

La présence d'organes ventraux aux premiers stades de l'embryogenèse du système nerveux semble établie pour tous les groupes où des études embryologiques ont été réalisées (Annélides, Onychophores, Pycnogonides, Arachnides, Myriapodes, Crustacés).

Au point de vue de l'embryogenèse du système nerveux, nous constatons une différence fondamentale entre les Insectes et les groupes étudiés.

Chez les Insectes les ganglions dérivent d'une assise cellulaire profonde de caractère gangliogène, séparée de l'assise superficielle dermatogène. Cette délamination est absente chez les groupes étudiés.

Dans certains groupes d'Arthropodes (Pycnogonides, Solifuges, Opilions Gonyleptidae), les organes ventraux semblent être les seuls organes générateurs de ganglions nerveux.

Chez *Pachylus* (Opilion Gonyleptidae), le nombre des organes ventraux donnant naissance aux ganglions cérébraux est de 6 paires ; c'est le nombre le plus élevé observé chez les Arthropodes.

Le nombre des organes ventraux chez l'Opilion *Pachylus* nous incite à voir en eux des formations segmentaires et donc à les rapprocher des neuromères qui participent à l'organogenèse du système nerveux.

L'hypothèse du rôle glandulaire des organes neuraux, envisagée par certains auteurs chez les Onychophores, Pycnogonides, Solifuges, Crustacés, est écartée.

La persistance des organes neuraux jusqu'à la vie adulte a été mise en évidence chez les Onychophores, Diplopodes, Solifuges, Opilions et Crustacés.

Les travaux d'AKESSON nous montrent sous un jour nouveau les affinités embryologiques entre les Annélides Polychètes et les Arthropodes étudiés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKESSON, B., 1962. — The embryology of *Tomopteris helgolandica*. *Acta zool., Stockh.*, **43** : 135-199.
- BADONNEL, A., 1963. — Sur quelques particularités anatomiques des organes infracérébraux de Péripates Caraïbes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **35** (3) : 275-290.
- BALFOUR, F., 1883. — The anatomy and development of *Peripatus capensis*. *Q. Jl microsc. Sci.*, 3^e sér., **23** : 214-259.
- BARROIS, J., 1896. — Mémoire sur le développement des *Chelifer*. *Revue suisse Zool.*, **3** : 461-498.
- BAZIN, F., et N. DEMEUYZ, 1968. — Existence d'organes intracérébraux énigmatiques chez le Crustacé Décapode *Carcinus maenas*. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **267** : 356-358.
- BAZIN, F., 1969. — Étude comparée d'un organe deutocérébral chez les Crustacés Décapodes Reptantia. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **269** : 958-961.
- 1970. — Étude comparée de l'organe deutocérébral des Macroures Reptantia et des Anomoures (Crustacés Décapodes). *Archs. Zool. exp. gén.*, **111** : 245-364.
- 1971. — Les organes deutocérébraux chez deux Crustacés Décapodes Macroures Reptantia : *Panulirus regius* De Brito Capello, *Scyllarus arctus* (L.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **96** (1) : 87-92.
- 1971. — Le développement embryonnaire des organes deutocérébraux chez *Astacus leptodactylus* Esch. (Crustacés, Décapode, Reptantia). *Annls Embryol. Morph.*, **4** (2) : 137-144.
- BRAUER, A., 1895. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. *Z. wiss. Zool.*, **57** (3) : 351-435.
- CAZAL, P., 1948. — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl., **32** : 1-227.
- CUÉNOT, L., 1949. — Les Onychophores. In : P.-P. Grassé, *Traité de Zoologie*, **6**, Masson Éd. : 3-37.
- DAWYDOFF, C., 1928. — *Traité d'Embryologie Comparée des Invertébrés*. Masson Éd.
- 1949. — Développement embryonnaire des Arachnides. In : P.-P. Grassé, *Traité de Zoologie*, **6**, Masson Éd. : 320-385.
- DOGIEL, V., 1913. — Embryologische Studien an Pantopoden. *Z. wiss. Zool.*, **107** : 575-741.
- DOHLE, W., 1964. — Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. *Zool. Jb. (Anat.)*, **81** : 241-310.

- DUBOSCO, O., 1920. — Notes sur *Opisthopatus cinctipes* II : les organes ventraux du cerveau. *Archs Zool. exp. gén.*, **59** : 24-27.
- GABE, M., 1967. — Neurosécrétion. Gauthier-Villars Éd., Paris.
- HEYMONS, R., 1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Bibliotheca Zool.*, **13** : 1-244.
- JUBERTHIE, C., 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Annls Spéol.*, **19** : 1-238.
- JUBERTHIE, C., et A. MUÑOZ-CUEVAS, 1970. — Rôle des organes neuraux d'un Opilion Gonyleptidae, *Pachylus quinamavidensis*, dans la formation des globuli des corpora pedunculata. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 1028-1031.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1967. — Existence d'organes neuraux intracérébraux chez les Glomeridia (Diplopodes) épigés et cavernicoles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **264** : 89-92.
- JUNQUA, C., 1957. — Aspects histologiques du système nerveux d'un Solifuge. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **82** : 136-138.
- 1963. — Sur l'existence de glandes endocrines protocérébrales chez *Othoes saharae* Panouse (Arachnides, Solifuges). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **256** : 3762-3765.
- 1966. — Recherches biologiques et histophysiologiques sur un Solifuge saharien. Thèse Doct. Sci., Paris.
- MORGAN, T., 1891. — A contribution to the embryologie and phylogeny of the Pycnogonids. *Stud. biol. Lab. J. Hopkins, Univ. Baltimore*, **5** : 1-72.
- MUÑOZ-CUEVAS, A., 1971. — Étude du développement embryonnaire de *Pachylus quinamavidensis* (Arachnides, Opilions, Laniatores). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **42** (6) : 1238-1250.
- NGUYÈN-DUY, M., 1971. — Étude préliminaire sur la neurosécrétion céphalique chez le Diplopode Pénicillate *Polyxenus lagurus* (Myriapodes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **272** : 1984-1986.
- PEREYASLAWZEWA, S., 1907. — Développement embryonnaire des Phrynes. *Annls Sci. nat.*, 8^e sér., **13** : 123-303.
- PFLUGFELDER, O., 1948. — Entwicklung von *Peripatus amboinensis* n. sp. *Zool. Jb. (Anat.)*, **69** : 443-492.
- 1932. — Über den Mechanismus der Segmentbildung bei Embryonalentwicklung und Anamorphose von *Platyrrhacus amauros* Attems. *Z. wiss. Zool.*, **140** (4) : 650-723.
- SAHLI, F., 1966. — Contribution à l'étude de la périodomorphose et du système neurosécréteur des Diplopodes Iulides. Thèse Doct. Sci., Dijon.
- SANCHEZ, S., 1958. — Cellules neurosécrétrices et organes infracérébraux de *Peripatopsis moseleyi* Wood (Onychophores) et neurosécrétion chez *Nymphon gracile* (Pycnogonides). *Archs Zool. exp. gén.*, **96** (2) : 57-62.
- 1959. — Le développement des Pycnogonides et leurs affinités avec les Arachnides. *Archs Zool. exp. gén.*, **98** : 1-102.
- SCHIMKEWITSCH, L. et W., 1911. — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. *Bull. Acad. Sci. St.-Petersbourg*, **5** : 8-10.
- TIEGS, O., 1940. — The embryology and affinities of the Symphyla based on a study of *Hanseniella agilis*. *Q. Jl microsc. Sci.*, **82** : 1-225.
- WEYGOLDT, P., 1964. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chelonethi). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **54** : 1-106.
- YOSHIKURA, M., 1954. — Embryological studies on the Liphistiid spider : *Heptathela kimurai*. Part I. *Kumamoto J. Sci.*, ser. B, **3** : 41-48.
- 1955. — Embryological studies on the Liphistiid spider : *Heptathela kimurai*. Part II. *Kumamoto J. Sci.*, ser. B, **2** (1) : 1-86.
- WHEELER, W., 1891. — Neuroblasts in the Arthropod embryo. *J. Morph.*, **4** : 337-343.

PLANCHE I

- 1 à 4. — Différenciation ectodermique d'un organe neural chez l'embryon de *Pachylus quinamavidensis* au stade IV. 5×1000 .
5. — Organe neural le plus postérieur de la chaîne nerveuse ventrale avant la condensation du système nerveux $\times 1000$.
6. — Coupe sagittale du cerveau montrant deux organes neuraux dans la région des globuli des *corpora pedunculata* $\times 624$.

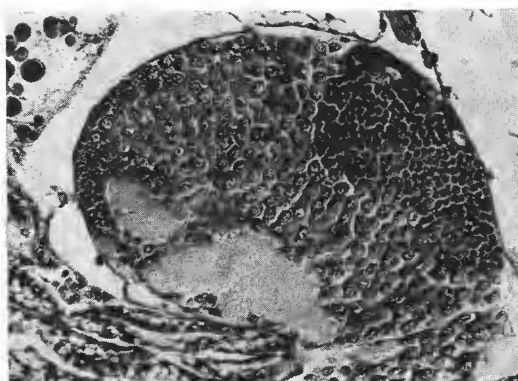
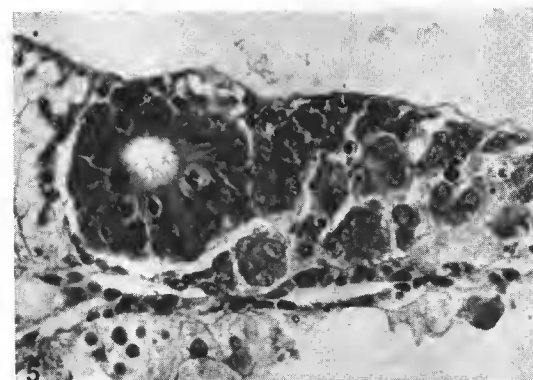
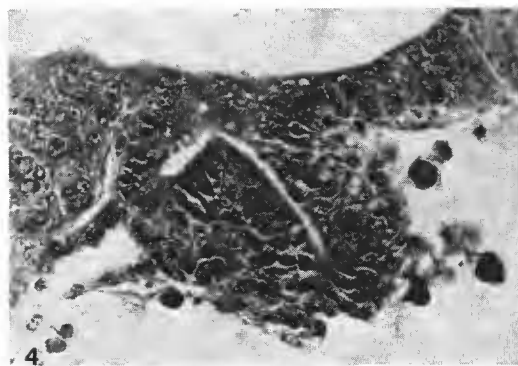
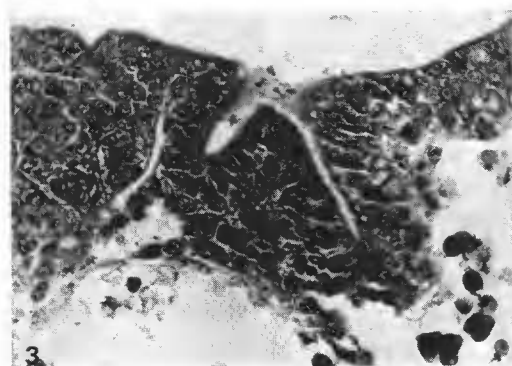
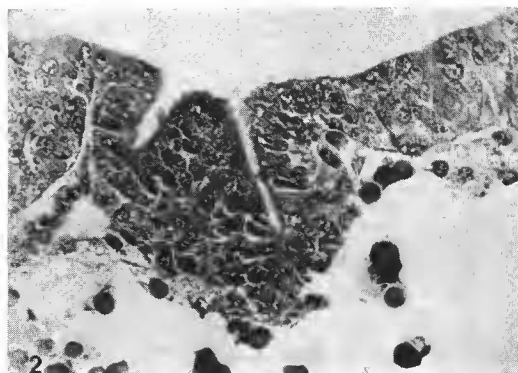


PLANCHE I

PLANCHE II

7. — Coupe transversale de la masse nerveuse sous-œsophagienne chez la nymphe ; les deux organes neuraux occupent une position symétrique $\times 1000$.
8. — Organe neural du cerveau chez la nymphe $\times 2250$.
9. — Organe neural du cerveau chez l'adulte $\times 2250$.
10. — Organe neural de la masse nerveuse sous-œsophagienne chez l'adulte $\times 1500$.
- 11 et 12. — Organes neuraux de la masse sous-œsophagienne chez la nymphe $\times 2250$.

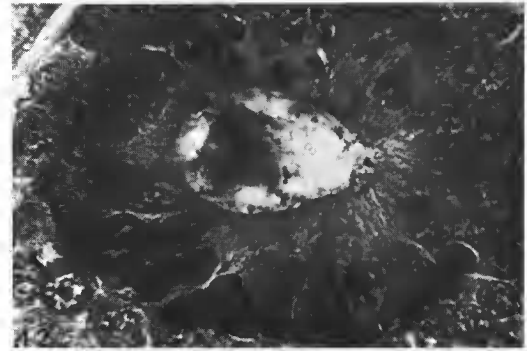
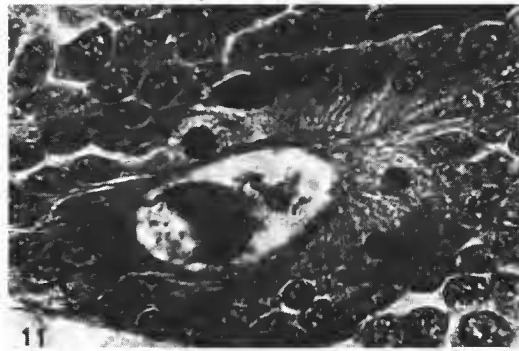
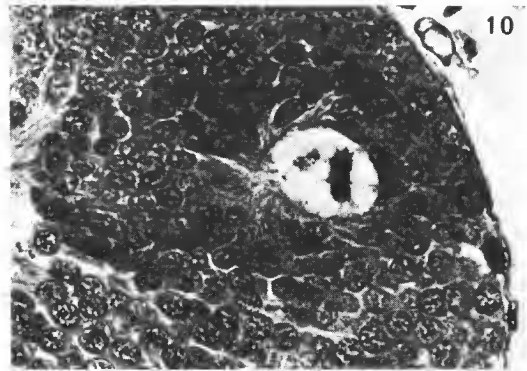
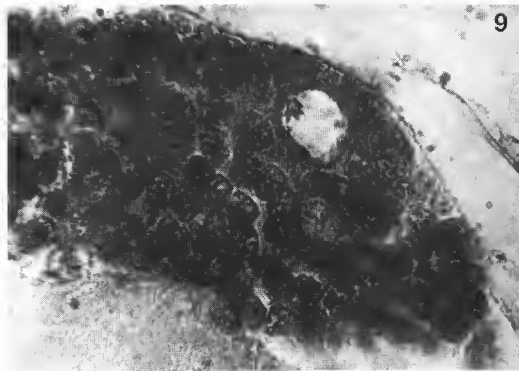
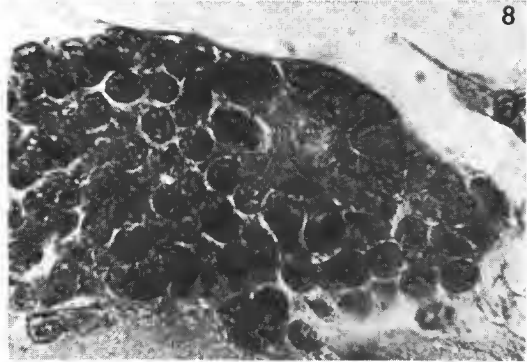
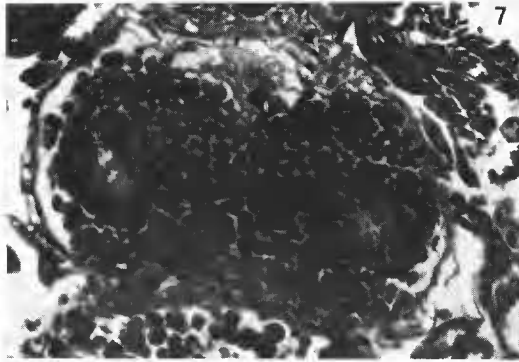


PLANCHE II